

大專用書

林木之構造與功能

Martin H. Zimmermann 著
Claud L. Brown 著
高 清 譯

國立編譯館出版

大 專 用 書

林木之構造與功能

Martin H. Zimmermann 著
Claud L. Brown 著
高 清 譯

國 立 編 譯 館 出 版

中華民國七十三年三月一日台初版

林木之構造與功能

版權所有
翻印必究

定價：精裝新台幣貳佰柒拾元
平裝貳佰叁拾元

譯者：高 清

出版者：國立編譯館

印行者：國立編譯館

館址：台北市舟山路二四七號

電話：三二一六一七一

序

樹木是地球上最大也是最古老的生物。雖然，自新生代中期或晚期開始，草本植物因演化而有極大的進步，但樹木仍覆蓋著地球上大部份的土地，並且樹木是在其生育地中最令人注目的生物，人類曾以樹木為家尋求庇護，也曾利用果實做為食物，並以木材作為纖維。人類目前繼續開發森林，砍伐林木，這樣即可能給人類本身帶來災害。

植物學者對樹木一向極有興趣，早期有關植物構造與機能的調查都是用樹木做實驗材料，自本世紀初期，植物學者就逐漸不用樹木做實驗材料。這是因為本世紀學者着重組織，單一細胞、細胞器（Cellular organelles）及次細胞顆粒（subcellular particles）的研究，而不研究整個植物體的組織與機能。有關植物生理的研究變得愈來愈精細，愈來愈複雜也愈來愈需要精確控制下的實驗室狀態。因此，大多數實驗室使用草本植物、單細胞藻類以及細菌等做實驗材料。

因為，近年來分子生物學的進步，研究細胞或細胞內微細構造機能的生物學家對於還有人在研究樹木表示驚異。但是很幸運的我們發現樹木與單細胞植物及草本植物具有相同的機能，並且樹木還有若干單子葉植物與草本植物所不具有的機能，只有以樹木為材料才能使我們瞭解水份連轉、食物連轉，形成層活動與木質部及韌皮部的分化。

本書主要敘述樹木的構造與機能。易言之，本書的目的是要填補目前植物生理學的缺陷。本書對於若干植物生理學基本概念不予敘述

ii 林木之構造與功能

，這些基本概念包括光合作用、呼吸作用、代謝作用、營養等。讀者如擬瞭解這些觀念可自行閱讀生物化學及普通植物生理學。

營養與休眠問題因與樹木有關所以也與其他機能問題一併予以討論。但這些問題在本書中不單獨列為一章節。

本書特別重視「構造與機能」這問題。著者希望讀者能獲得有關機能的知識，而不是僅知道某一樹種在某特殊環境中的反應。我們對「構造與機能」這一課題的研究方法與其他大多數研究者不同，我們不採取生態學的方法，凡對林木生理、環境部份有興趣的讀者請自行閱讀 Kramer 與 Kozlowski (1966) 與 Lyr 等 (1967) 的著作。

我們感謝許多人士的協助使這本書能夠出版。本書的第一、二、三章是在 1968 年夏天與秋天寫的，我們感謝喬治亞大學森林資源學院 Allyn M. Herrick 院長及植物系系主任 Melvin Fuller 博士在當時豁免本書作者之一 (CLB) 參予系中行政責任與教學任務，我還應該感謝喬治亞林學研究會議（位於喬治亞·墨得生）主任 Ed Ruark 先生，因為這一單位於我在喬治亞大學任教期間持續的支持我的研究工作。我同時應該感謝 Paul Kormanik 博士與 Donald Hook 博士，因為他們兩位在我們準備草稿期間給與我們熱心的協助與批評，Kormanik 博士協助我們準備第一、第二與第三章的圖片，僅此致謝。

第四章的一部份以及第五章及第七章是當另一作者 (MHZ) 休假至瑞典 Zurich 擔任 Guggenheim 學人時寫的，我感激 H. H. Bosshard 教授的款待，也感謝 John Simon Guggenheim 基金給予經濟上的支援。Barbara McCurda 太太給予我們若干有關編輯方面的寶貴意見。Monika Mattmüller 小姐協助準備第四章、

第五章及第七章的圖片。

William Critchfield 博士、Philip Morey 博士與 Karl Sax 博士都校閱過第一章、第二章及第三章的全部或一部份。David Fensom 教授校閱了第四章及第七章、Douglas Spanner 博士校閱過第六章、Philippe Matile 教授校閱過第四章、第五章與第六章，我們謹對上述所有的人士表示謝意。

Martin H. Zimmermann

Claud L. Brown

譯者序

本書即將出版，譯者想說幾句話：

本書的名詞翻譯是根據下面幾本書而來：蔡淑華著：植物解剖學（國立編譯館）、李亮恭、劉棠瑞合著：植物學辭典（正中書局）、植物學大辭典（文光圖書公司）、康有德著：英漢園藝學辭典、林學名詞（中華林學會）、英漢生物學名詞彙編（香港大學）、陳嶸著：中國樹木分類學。每一個英文術語少則有二個譯名，多則有十個譯名。教育部迄今未公佈「植物學名詞」，因此上述不同的譯名並不產生誰是、誰非的問題。

譯者不希望讀者代為考證譯名的異同，但希望把譯文中錯誤之處指出，則不勝感謝。

高清

於台大林木生理學研究室

70年10月10日

第一章 初生生長

(*Primary Growth*)

緒言

頂尖分生組織 (apical meristems) 的起源可以追溯到維管植物 (vascular plants) 的演化。在陸地上生長的植物其所以能演化爲具一個軸 (axiate) 或具兩端突出細胞的構造 (bipolar structure)，完全是依賴在莖軸 (shoot) 頂端或根末端分生組織的活動。頂端分生組織會增加新的細胞，遂產生初級生長。頂端分生組織對在其下端細胞或組織分化式樣 (pattern) 具控制的作用。因此我們認爲頂端分生組織具有發育成完整胚之能力。這是因爲頂端分生組織能自動的連續進行組織化的發育。把幼苗或根的末端分離並作組織培養。在培養時加水、礦物質營養成份及醣，則可把幼苗或根的末端培養成一株植物。

包括側方組織的發育在內的所有初級生長都是由於處於頂點或末端的頂端分生組織之作用。在所有維管束植物中的頂端分生組織雖然是基本上具有相同的作用，但因不同植物的演化不同致形成不同的類別，以致其頂端分生組織的組織不同。在若干非維管束的植物中，例如在若干大而複雜的藻類 (algae) 例如石衣藻 (*Fucus*) 中，在其葉狀體 (thallus) 的尖端因有一頂端分生細胞的局部作用致使此種海藻生長。主要的陸生低等植物 (例如苔、蘚、木賊、石松及羊齒)

2 林木之構造與功能

的初級生長是受頂端一個大細胞作用的控制，這個大細胞呈尖塔形，在幼苗的頂尖及根的末端都有這個大細胞的存在。在若干種石松類植物 (*lycopsida*) 中沒有單一的頂端細胞，其分生組織是由一群有組織的胚細胞所組成。被子植物或裸子植物之分生組織與 *lycopsida* 的分生組織相同是由一群有組織的細胞構成。但其組織則比 *lycopsida* 的分生組織更為複雜。

在1800年代的末期植物學者極注意頂端分生組織的構造。因為這批學者瞭解在動物胚胎學 (*embryology*) 上有所謂胚層 (*germ layers*)。因此這些學者也希望在植物的頂端分生組織中劃出若干相當於動物「胚層」的部份。一八六八年 Hanstein 的「組織原學說」 (*the histogen theory*) 就是作這種劃分的一種嘗試。但是在不同的初級組織 (例如表皮、皮層、維管束圓柱及髓) 的末端無法找到類似幼苗頂端相當於「組織原」的部位。

雖然莖軸與根的頂端分生組織極為類似。但是二者之間依然有若干差異，所以我們在下節對這兩部份是分開來討論。

1. 莖軸頂尖 (*the shoot apex*)

a 營養階段

頂端分生組織，雖然被子植物與裸子植物的頂端分生組織在形狀上大體相同。但是其組織的內部模式則有若干差異。Schmidt (1924) 認為一頂層一體論 (*the tunica - Corpus theory*) 是許多被子植物共同有的構造。所謂「層」是包括幾層細胞，這幾層細胞具有一種向反方向細胞分裂的趨勢 (*a preponderance of antic-*

linal division)。這幾層細胞橫跨植物的頂端。所謂體是指內部不呈層狀排列細胞的總稱。在「體」內的細胞是由隨機狀況之細胞分裂而形成的(Fig.1-1a)。在大多數的裸子植物中其頂端分生組織的外部細胞不具層狀排列。換句話說，其莖軸頂點不呈層一體的形狀。若干年前，Sachs (1878)認為歐洲銀冷杉(*Abies pectinata* DC)的幼苗頂端是排列成層狀。這層狀是以頂點的下方為中點(focus)而呈拋物線的形狀排列。Foster (1938)曾研究銀杏——另一種裸子植物(gymnosperms)的細胞組織學層狀分佈(cytological zonation)。他把銀杏分生組織的頂點劃分為五層(Fig 1-1b)。最初的一層是在頂點然後是由中央母細胞群組成的中央母細胞層(central mother cell zone)。再下一層是周圍層(peripheral zone)。在周圍層的側方是與形成層(cambium)類似的轉移層(transition zone)。而再下面則是筋狀原生組織(rib meristem zone)。所有自頂端分生組織生長出來的側方附屬物(lateral appendages)例如表皮(epidermis)皮層(cortex)，以及維管束中柱(vascular cylinder)大部份是自周圍層生出來的。在筋分生組織細胞分裂的方向與莖軸的軸呈直角遂產生多列垂直排列的細胞。筋分生組織的活動對於莖軸伸長的生理具重要的作用。關於這一點在下節我們要予以討論。

裸子植物頂端依細胞學所分的層次如略予修改則可施用於許多被子植物(圖1-1c)。

單子葉植物——特別是木本單子葉植物的頂端分生組織比起木本雙子葉植物來較不受工作人員的興趣。讀者如對這方面的植物有興趣，請閱讀 Zimmermann 與 Tomlinson (1968)的論文及這篇論文內所列的參考文獻。

4 林木之構造與功能

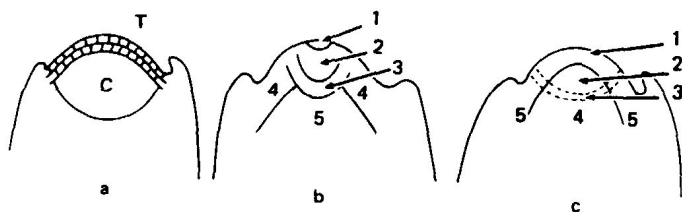


圖 I-1 a. b. c

雙子葉植物與裸子植物頂端分生組織橫截面區分圖(a)頂層一體組織，常見於雙子葉植物中，T表示頂(tunica)；C(corpus)表示體(Schmidt, 1924)。(b)細胞組織層次，見於許多裸子植物中；1. 頂端原始群。2. 中央母細胞。3. 移轉層。4. 周圍層。5. 肋狀原生組織(Foster 1938)。(c)許多雙子葉植物的細胞組織層次模式 1. 外膜層(mantle layer) 2. 中央母細胞層。3. 形成層類似層。4. 肋狀分生組織。5. 周圍層。(仿Popham與Chan 1950)。

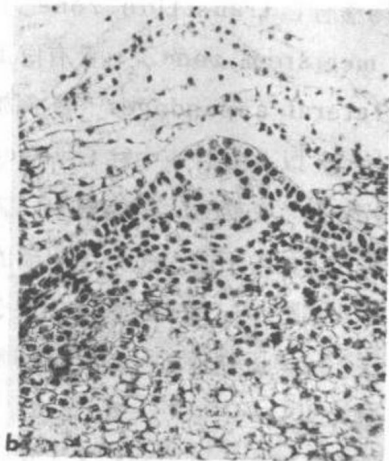
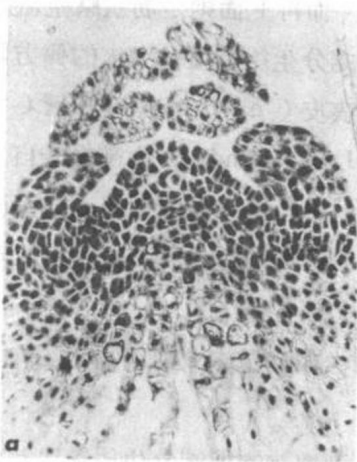


圖 I - 2 a. b

長葉松 (*P. Palustris* mill) 頂端分生組織之中央橫截面 (a) 十天生的幼苗沒有明顯的細胞組織層次。(b) 較老樹木已成熟的頂尖。這頂尖擁有明顯的細胞層次。

從前面簡短的討論中，我們知道不同樹種的頂端分生組織及其細胞學上的層狀分佈都不一樣。不同樹種的頂端分生組織的體積，形狀及內部構造不一樣，即使是同一樹種的頂端分生組織其層狀分佈的型式亦因年齡、部位及生理狀態也不一致，在個體發育 (ontogeny) 的早期，幼年的頂端分生組織其內部極少顯示細胞組織學的層狀分佈。頂端分生組織必須經過一段生長與發育的過程其頂端才會趨向成熟，並產生大多數裸子植物頂端分生組織所具有的層狀模式 (Fig I-2a、b 及 Fig I-1b)。頂點在細胞組織學上其所以形成層狀是因為細胞體積，含有空胞的數目 (vacuolation) 及用藥品染色時可着色之程度等因子的不同而形成的。因此這引起研究工作人員對莖軸頂點不同的層次所扮演的形態起源學 (morphogenetic) 的層次作不同的解釋。Buvat (1952, 1953, 1955) 認為在裸子植物及若干被子植物中，中央母細胞層以及在其他被子植物中的同等細胞其所進行有絲分裂不如其周圍的周圍層細胞來的活躍。因此形成一靜止的層。這靜止的層被在這一層下面的筋分生組織層的擴大作用及有絲細胞分裂作用向上推。Buvat (1952)，又認為在營養組織的頂點頂部層的頂端是「靜止的分生組織」。在這靜止的分生組織裏，除少數細胞進行有絲分裂外一切均呈被動的狀態。到了頂點進入繁殖狀態後，處於下方的周圍層及筋分生組織層變成靜止狀態而在頂部的中央母細胞層趨向活動而促使花序或花的早期發育。但上述的觀念未被普遍接受。

葉之起源——所有葉子都是自頂端分生組織生出來的。葉子通常

6 林木之構造與功能

是自頂端分生組織的頂區下面的周圍區生出來的。更詳細一點說葉是自周圍區外面幾層細胞藉與表面相平行的細胞分裂而形成的。在大多數雙子葉植物，最初平周分裂（*periclinal division*）是發自表層以下第二及第三層細胞，然後則在表層進行與表層呈直角方向的細胞分裂（請閱 Esau 1965，107 頁 5、6 圖）。

在若干單子葉植物，表層的細胞進行與表面相平行的細胞分裂遂產生葉的大部份組織（Guttenberg 1960）。因此在被子植物中，葉是從層或從層及體的細胞中發育出來的。至於究竟是從層的細胞還是從層及體的細胞發育成葉是取決於層的厚度。在裸子植物中，葉是藉與表面相平行的細胞分裂及與表面呈垂直方向的細胞分裂自外圍區（*peripheral zone*）的外層細胞產生出來的（Guttenberg 1961）。

葉最初是以莖軸頂點側方突起物的形式出現。幼葉向上發展然後發育成有明顯的背部與腹部構造（有少數例外，例如若干針葉樹的葉則為例外），這是由於邊緣分生組織活動的結果（請閱 Esau 1965 pp448~464）。木本植物的若干葉子因為產生葉原體時間的關係，會不斷的生長。例如在溫帶若干樹的晚生葉（*late leaves*）及若干在熱帶生長木本植物的葉子都是如此。但是大多數樹的葉子其冬芽必須經過一段時期的休眠期到了翌年春天再繼續生長（見第二節）。

頂端分生組織中，葉開始生長的正式模式會影響到葉序（*phyllotaxy*）。關於這一點學者很久以來即予討論並加以實驗。一世紀以前 Hofmeister (1868) 主張在連續的葉原體中每個葉原體是生長在保留給它的空間。雖然這種敘述可能是正確的，但這不能解釋為什麼一個葉原體會在正確的時間生長在正確的空間。有人認為原形成層（*procambial strand* 發生維管束的分生組織的一個部份）存在的部位與一個新葉原體產生之間有因果關係。因為若干樹種例如世界爺

(*Sequoia*) 及銀杏(*Ginkgo*) 原維管束分化過程是由下而上。即在原維管束發育完成後，另一個維管束是發生在下一個葉原體發生地點下方的頂生分生組織中。有人認為這是因為自原維管束或自產生葉原體部位的下方產生一種生長刺激物遂使葉原體生長在固定的部位。這種觀念已被實驗所否證。例如一個研究人員可以使用外科切割手術把一個葉原體預定生長部位的下方切割。即是使這一部份的原生組織與其下面的組織分離。但這並不能干擾葉正常生長的順序(phyllotaxy)。

在早期 Schoute (1913) 提出另一種葉原體會生長在一特定部位的假說。他認為一個葉原體存在會使另一個葉原體無法在其附近生長。這種「抑制假說」很明顯的與頂芽依賴由上向下傳導的奧克辛以抑制側芽發育的現象有若干關連。Snow 與 Snow (1948, 1952) 提出證據反對上敘的假說。他們把羽扇豆頂點幼小的葉原體移除。移除了幼小的葉原體以後並不影響下一個葉原體的形成。但是有另外一個可能即一個葉原體在分化到可以看見以前即已完成抑制另一葉原體在其附近生長的作用。

雖然贊成上述「可利用空間假說」與「抑制假說」的人士對控制葉排列的生理機構有不同的說法。但這兩種說法並沒有尖銳的對立。這兩種學說都認為在同一枝條上的葉原體必須與其鄰近的葉原體保持一定的距離。在葉呈 180° 對生時，葉原體與另一葉原體所保持的距離最大。而葉呈螺旋狀生長或呈輪生時則葉原體與另一葉原體的距離較少。研究發育形態學的學者在研究葉排列順序的數學模式。這些學者對具複雜形式呈螺旋狀排列葉的數學模式尤其特別注意。Thompson (1942) 與 Sinnott (1960) 兩人曾對葉排列順序的數學關係作詳細的討論。

8 林木之構造與功能

枝條的發生：種子植物枝條的發生與葉有關。雖然側芽是自葉腋間生出來的，但是這些在葉腋間的芽是比葉後生出來的。側芽外觀的序列因樹種而異。因此極難斷定究竟是不是所有的葉原體都是直接從地上部頂端的頂端分生組織生出來的還是有一部份芽原體是從節間的組織生出來的（Esau 1965）。

側芽初生時與葉初生時情形極為類似。二者都可能是在植物地上部幼莖軸的表層進行與表層平行的細胞分裂及與表皮呈垂直的細胞分裂。但當發自深處的生長繼續進行，幼芽終於伸出莖軸的表面。當幼芽繼續發展時，其頂端分生組織逐漸發育成與主軸的頂端分生組織相同的型式。假使側芽伸長或發育成側枝，則在這側枝上也會產生葉原體或側芽（這側枝會發育成生長在側枝上的側枝）。

許多木本植物當主軸還被芽鱗包圍時，側芽即已開始發育。許多樹木在第三及第四葉原體的葉腋即有未成熟的側芽存在。但也有許多木本植物沒有上敘的情形（Gifford 1951；Garrison 1955）。花旗松（*Pseudotsuga taxifolia* (Poir) Britt. 當春天頂芽尚未伸長時，側芽不會開始發生（Sterling 1947）。但是麻黃（*Ephedra*）則側芽會發生在第二年幼葉原體的上方（Sterling 1954）。側芽有一點與葉原體不同即側芽不必生長在其他原體（primordia）與頂點（distal apical dome）之間具充裕空間的地方。但必須生長在葉原體的附近。假使使用外科手術移除或分離葉致使葉的排列逸出正軌則側芽隨著葉着生的形式着生。假使在原體與頂點之間切割則側芽生長在葉這一邊而不是生長在頂點這一邊。上述兩項實驗的結果均表示葉原體可以決定側芽的位置。偶而，在葉尚未包圍葉原體時，芽原體會長出花或花序。（Snow 與 Snow 1942）科學研究人員用一種羊齒植物（*Osmunda cinnamomea* L. Steeves &